

УДК 576.

МОРФОЛОГИЯ ДВУХ ТИПОВ ФРОНТАЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ GRILLOTIA ERINACEUS (CESTODA, TRYPANORHYNCHA)

В. Г. Давыдов, Н. М. Бисерова

Изучена общая морфология и ультраструктура двух типов фронтальных желез *G. erinaceus*. Установлены различия в строении, локализации желез и способах выведения секрета. Интерпретируется возможная функциональная роль обоих типов желез.

Сведения об экзокринных железах, локализующихся в сколексах цестод и получивших название фронтальных, до недавнего времени были весьма фрагментарны (Fuhrmann, 1934; Farooqi, 1958). В последние годы получен ряд данных об их структуре у цестод, относящихся к отрядам Caryophyllidea, Pseudophyllidea, Cyclophyllidea, и отмечена важная роль железистых образований в осуществлении жизненных циклов червей, а также во взаимоотношениях между паразитом и хозяином (Smyth, 1964; Arme, Threadgold, 1976; Давыдов, Куперман, 1979; Hayunga, 1979; Thompson e. a., 1979; Краснощекоев, Плужников, 1981; Kuperman, Davydov, 1982a, 1982b, и др.). Тем не менее знания о значении и эволюции фронтальных желез цестод, отличающихся своим систематическим положением, биологией и морффункциональной организацией, еще недостаточны. Вне поля зрения остаются филогенетически наиболее древние и специализированные отряды ленточных червей, паразитирующие в кишечнике селяхий. На этом основании мы провели морфологический анализ общего строения и ультраструктурных особенностей фронтальных желез у представителя одной из таких групп — *Grillotia erinaceus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Червей добывали из спирального клапана *Raja clavata*, обитающих в прибрежной зоне Черного моря в районе Севастополя. Для исследования общей морфологии фронтальных желез паразитов фиксировали жидкостью Буэна, заливали в парафин и изготавливали серии срезов, толщиной 5—7 мкм, которые окрашивали паральдегидфуксином с докраской азокармином по Гомори-Габу.

С целью электронно-микроскопического изучения объекты фиксировали в 2 %-ном глутаральдегиде и 1 %-ном OsO_4 на фосфатном буфере (pH 7.4), дегидратировали в спиртах, ацетоне и заключали в аралдит. Ультратонкие срезы контрастировали 4 %-ным водным уранилацетатом и цитратом свинца по Рейнольдсу, после чего просматривали на электронном микроскопе JEM-100C.

Для изучения структуры поверхности фиксированные и дегидратированные черви проводились через критическую точку в сжиженном CO_2 , напылялись золотом и просматривались в сканирующем электронном микроскопе JSM-25S.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сколекс *G. erinaceus* — это сложно устроенный, высокоспециализированный прикрепительный аппарат. Его передняя часть несет пару развитых ботрий и четыре длинных хоботка, вооруженных многочисленными крючьями. Каждый

из хоботков способен вворачиваться в специальное влагалище, которое заканчивается мышечным бульбусом.

Прикрепление червей к стенке спирального клапана скатов приводит к патологическим нарушениям тканей хозяина. Сколекс внедряется в слизистую, достигая подслизистого слоя. Хоботки располагаются под прямым углом к сколексу, вдоль мышечной пластины кишечной стенки, разрывая соединительную ткань подслизистой оболочки. Ботрии охватывают близлежащие ворсинки кишечника, нарушая их целостность. Все это приводит к возникновению воспалительной реакции в месте фиксации паразитов, особенно выраженной вокруг ботрий.

В сколексе выявлены два типа фронтальных желез, отличающихся по своей организации и структурно связанных с покровами паразита (рис. 1). Следует отметить, что тегумент *G. erinaceus* сходен с таковыми у других исследованных видов цестод. Наружный слой безъядерной цитоплазмы тегумента имеет на поверхности специализированные выросты — микротрихии, а в области теменной пластинки — микроворсинки; под ним расположены тегументальные клетки, соединяющиеся с наружным слоем многочисленными отростками.

Внутренний слой покровов сколекса *G. erinaceus* целиком представлен одноклеточными железами, которые мы относим к первому типу фронтальных желез. Однако степень развития их в разных его

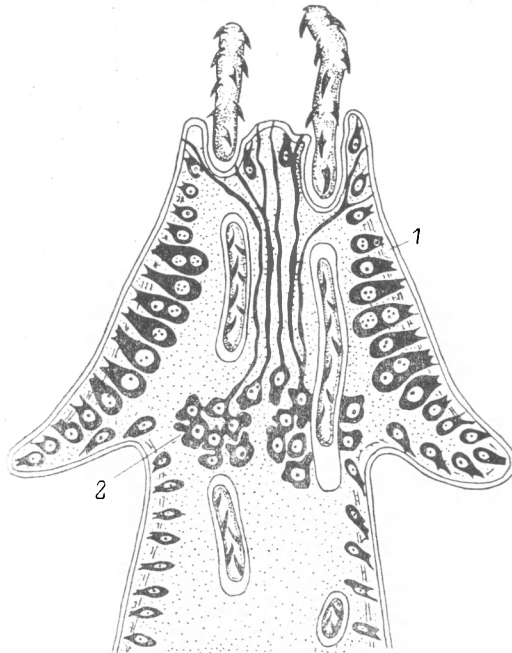


Рис. 1. Локализация фронтальных желез в сколексе *Grillotia erinaceus*.

1 — железы первого типа; 2 — железы второго типа.

участках неодинакова. В покровах ботрий локализуются крупные, размером $25-30 \times 8-10$ мкм, большинство которых имеет по 2—3 ядра с 1—6 ядрышками (рис. 3, 2). В покровах остальных участков сколекса железистые клетки меньших размеров ($5-10 \times 3-5$ мкм) и лежат на значительном расстоянии друг от друга (рис. 3, 1; см. вкл.).

Ультратонкое строение крупных железистых клеток сходно с таковым мелких. Их цитоплазма содержит митохондрии с плотным матриксом, не менее двух диктиосом комплекса Гольджи, лежащих по разным сторонам от ядра, эндоплазматическую сеть, большое количество рибосом, гликоген, липидные включения. Большая часть цитоплазмы этих клеток заполнена светлыми везикулами и темными гранулами. Первые имеют овальную форму, средний размер 0.2×0.08 мкм и заполнены электроннопрозрачным содержимым. Вторые электронноплотные, дисковидной, гантелеобразной или палочковидной формы, длиной 0.23 мкм (рис. 2, 1; 3, 3). Следует отметить, что в цитоплазме мелких клеток наблюдается меньшая концентрация везикул и гранул, которые обнаруживаются только в отдельных ее участках.

Гранулы и везикулы в большом количестве присутствуют в отростках клеток, кроме того, здесь же имеются митохондрии и другие органоиды (рис. 3, 6). Характерной особенностью отростков железистых клеток является наличие в них продольно расположенных микротрубочек, занимающих центральное положение. После слияния отростков с дистальной цитоплазмой тегумента, микротрубочки на некоторое расстояние проникают в ее матрикс. Цитоплазма отростков клеток непосредственно переходит в наружную цитоплазму тегумента, а клеточная мембрана соединяется с базальной (рис. 2, 1).

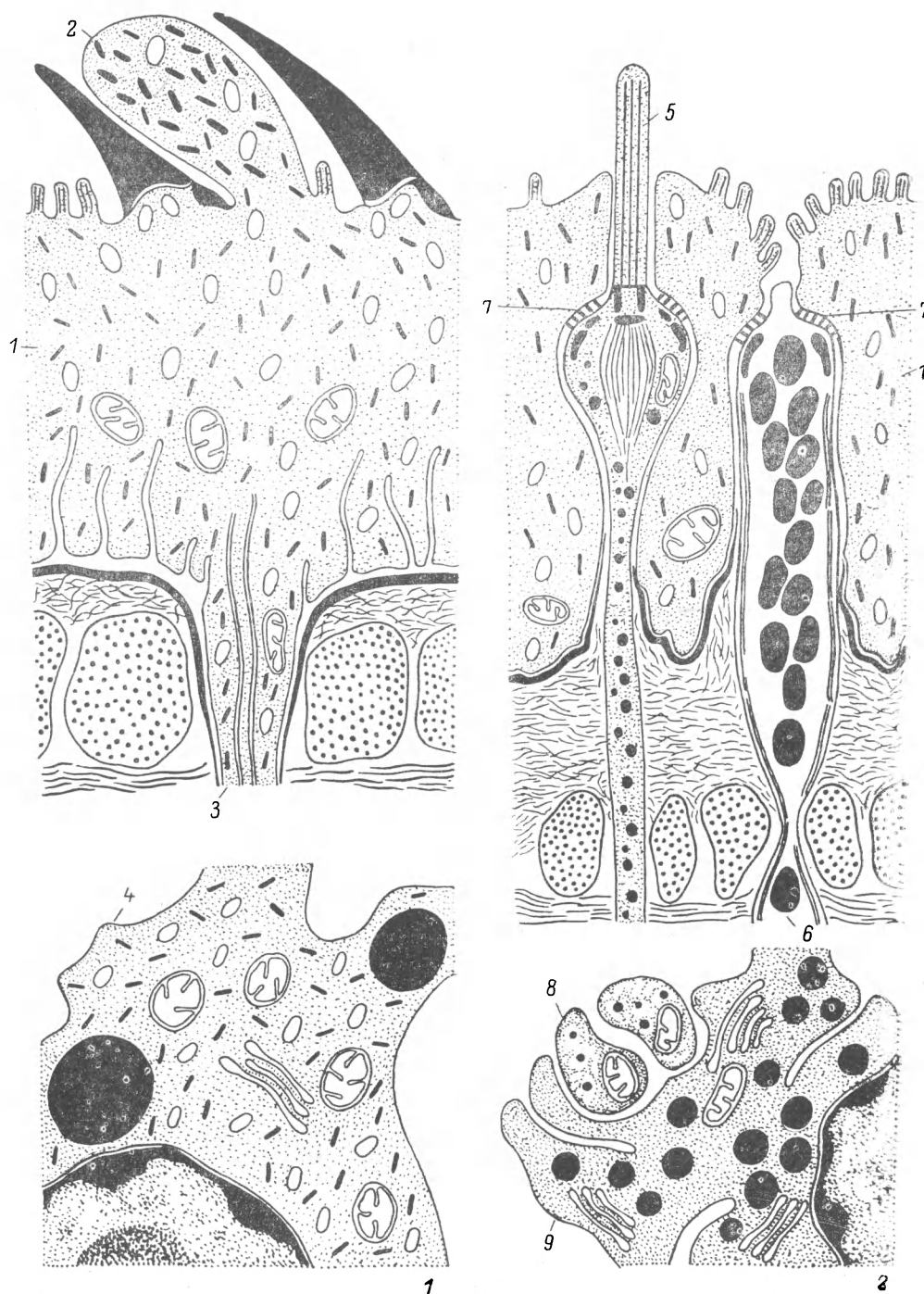


Рис. 2. Схема ультраструктурной организации первого (1) и второго (2) типов фронтальных желез *G. erinaceus*.

1 — наружная цитоплазма тегумента; 2 — секреторный вырост наружной цитоплазмы тегумента; 3 — отросток тегументальной железистой клетки; 4 — тегументальная железистая клетка; 5 — свободное чувствительное окончание; 6 — специализированный секреторный проток; 7 — зона специализированных клеточных контактов; 8 — аксоны; 9 — железистая клетка второго типа.

На всем протяжении сколекса дистальная цитоплазма тегумента заполнена везикулами и гранулами, но первых всегда больше, чем вторых. По всей видимости, это связано с тем, что везикулы составляют постоянный компонент покровов и, вероятно, участвуют в их построении, тогда как гранулы выделяются во внешнюю среду, являясь секретом железистой природы. Процесс секреции осуществляется путем концентрации секреторных гранул в выростах наружной цитоплазмы тегумента, которые затем отделяются от поверхности червя (рис. 3, 4, 5). Подобный тип секреции, сходный с апокриновым, известен у ряда видов цестод (Arme, Threadgold, 1976; Bouse, 1976; Kuperman, Davydov, 1982a).

По своему расположению и ультраструктурным особенностям описанные клетки являются составной частью покровов и представляют собой модификацию клеток тегумента, в связи с чем мы их обозначаем как тегументальные железы. Возможность дифференцировки части клеток тегумента в направлении формирования одноклеточных желез известна у некоторых видов цестод (Thompson e. a., 1976; Давыдов, 1981б; Краснощек, Плужников, 1981).

В морфофункциональном плане железистая функция исследованных клеток не достигает высокой специализации. Как уже указывалось, их отростки не отграничены от наружной цитоплазмы тегумента и содержат лишь несколько центрально расположенных микротрубочек. В данном случае не образуется специализированного секреторного протока. Наряду с экзокринной секрецией тегументальные железы выполняют функцию, свойственную клеткам покровов, расположенным в стробиле червя: поставляют необходимый для их построения материал в виде различных везикул, митохондрий и других компонентов. В клетках тегумента стробилы секреторные гранулы совершенно отсутствуют.

В центральной части сколекса *G. erinaceus* на уровне задних концов ботрий локализуются фронтальные железы второго типа (рис. 1). Группы железистых клеток сконцентрированы вокруг хоботковых влагалищ. Клетки тесно примыкают друг к другу, так что на световом уровне границы между ними не различимы (рис. 4, 2; см. вкл.). Ядра округлой формы, размером 2.5—4 мкм с эксцентрично расположенным ядрышком. Протоки желез собраны в компактные пучки, расположенные между влагалищами хоботков. Они направляются вперед и открываются в теменной области. Часть протоков ответвляется от общей массы и подходит к боковым поверхностям сколекса.

Электронно-микроскопическое изучение показало, что цитоплазма железистых клеток изрезана глубокими инвагинациями (рис. 2, 2; 4, 1). В клетках и их отростках содержится большое количество рибосом, небольшие округлые митохондрии с темным матриксом и тонкими кристами. Диктиосомы комплекса Гольджи заполнены электронноплотным содержимым и встречаются не только в перикарионе, но и в крупных отростках клеток. Многочисленные округлые секреторные гранулы, размером 0.37×0.18 мкм, заполняют большую часть цитоплазмы; в перикарионе они меньшей электронной плотности, чем в отростках. Вблизи внутренней поверхности плазматической мембраны клеточных отростков формируются микротрубочки, вначале единичные, а по мере удаления от ядра все в большем количестве. Тем самым отростки железистых клеток преобразуются в секреторные протоки, имеющие круглый просвет и укрепленные по периферии микротрубочками (рис. 3, 6). Кроме секреторных гранул, разреженная цитоплазма протоков содержит свободные рибосомы и немногочисленные митохондрии, локализованные вблизи плазматической мембраны. В дистальных участках протоков митохондрии крайне редки, а пространство между секреторными гранулами заполнено сильно разреженной цитоплазмой.

Снаружи плазматическая мембрана секреторных протоков окружена опорными элементами в виде тонких фибрилл, которые особенно многочисленны вблизи базальной пластинки.

Особого внимания заслуживает строение апикального участка секреторного протока (рис. 4, 3). При его внедрении в наружную цитоплазму тегумента, базальная мембрана образует глубокую инвагинацию, окружающую проток. Наружная плазматическая мембрана покровов в месте выхода секрета также инвагинирует. Между ней и мембраной протока образуется зона специализированных клеточных контактов (рис. 4, 5, 5a). Перегородчатые десмосомы кольцом окружают место выхода секреторных гранул (септированный контакт). Глубже

лежат полудесмосомы с хорошо выраженным волокнистым электронноплотным утолщением с внутренней стороны мембраны секреторного протока. Далее следует промежуточный контакт с повышенной осмиофильностью мембран и светлым межклеточным промежутком. В ряде случаев прослеживается ограничение просвета протоков на их выходе собственной плазматической мембраной (рис. 4, 5). По-видимому, ее целостность нарушается лишь в момент непосредственного «выброса» секрета, после чего мембрана вновь восстанавливается.

Таким образом, апикальные участки секреторных протоков снабжены целым комплексом структур, основная функция которых заключается в изоляции внутренней среды паразита от проникновения веществ и ионов из среды кишечника хозяина, соответствующих терминальному замку, характерному для эпителиальных тканей многих животных (Снегиревская, Комиссарчик, 1980).

Часто апикальные отделы протоков не содержат секреторных гранул, а заполнены гомогенно-зернистой разреженной цитоплазмой (рис. 4, 3a). Вероятно, это связано с периодичностью в выделении секреторных продуктов. Приостановка выделения секрета может быть вызвана путем сокращения парных мышечных пучков, прилегающих к протоку на некотором расстоянии от базальной пластинки.

В непосредственной близости от апикальных участков секреторных протоков с достаточной закономерностью обнаруживаются рецепторные окончания (рис. 2, 2; 4, 4). Дендрит рецепторного нейрона образует в наружной цитоплазме тегумента булавовидное расширение, заполненное электронноплотными гранулами, а по периферии мелкими митохондриями. В центре булавовидного расширения находится чувствительная ресничка диаметром 0.27 мкм и длиной около 20 мкм. Под ее базальной пластинкой расположена кинетосома длиной 0.24 мкм, от которой отходит пучок корневых нитей (ризонласт), достигающих в длину 0.85 мкм и более. На уровне кинетосомы реснички (между инвагинированной наружной мембраной тегумента и мембраной апикального участка дендрита) имеется воротничковый септированный контакт. Глубже, с внутренней стороны плазматической мембраны дендрита, присутствуют парные полудесмосомы.

Нервные элементы сопутствуют не только секреторным протокам, но и железистым клеткам. Так, нередко отростки последних охватывают участки аксонов нервных клеток. Совместная локализация железистых, нервных и мышечных элементов позволяет предположить их тесное функциональное взаимодействие.

ОБСУЖДЕНИЕ

Фронтальные железы, выявленные в сколексе *G. erinaceus*, отличаются как по локализации, так и морфофункциональной организации. Важным представляется выяснение возможной функциональной роли желез обоих типов. Для ответа на этот вопрос целесообразно обратиться к особенностям прикрепления цестоды к стенке кишечника хозяина. Несомненно, что в этом процессе участвуют вооруженные крючьями хоботки червей. Вместе с тем железы второго типа, хотя и открываются большей частью на теменной пластинке сколекса непосредственно около хоботков, но не связаны с ними, в отличие, например, от *Taenia crassiceps*, где секрет участвует в формировании крючьев (Краснощевков, Плужников, 1981). Ультратонкое строение исследованных желез, характер секрета и способы его выведения чрезвычайно сходны с таковыми фронтальных желез некоторых паразитирующих в тканях личинок псевдофиллид, где экспериментально показано, что они являются железами проникновения (Давыдов, 1981a; Kuperman, Davydov, 1982a, 1982b). Учитывая все вышесказанное, мы считаем, что в процессе внедрения *G. erinaceus* в кишечную стенку вместе с хоботками участвуют и железы второго типа, выделяя лизирующий секрет и выполняя, таким образом, функцию желез проникновения. Выделение секрета, вероятно, регулируется нервной системой червей, на что указывает присутствие окончаний чувствительных клеток рядом с секреторными протоками.

Известно, что в период интенсивной воспалительной реакции, сопровождающей внедрение в ткани рыб некоторых личинок цестод, часть их субтегументаль-

ных клеток дифференцируется в железистые, действие секрета которых связывается с защитой от воспалительного процесса со стороны хозяина (Давыдов, 1981б). Предполагают также иммунодепрессивные свойства секрета фронтальных желез *Echinococcus granulosus* (Smyth, 1964, 1969).

Как показали наши исследования, тегументальные железы *G. erinaceus* наиболее развиты в области покровов ботрий, где они обладают значительными размерами и многоядерностью. Поверхность ботрий плотно контактирует с тканями хозяина, поврежденными в результате внедрения сколексов червей. Как уже указывалось, в этих участках развивается и постоянно поддерживается локальная воспалительная реакция. Поэтому мы считаем возможным предположить, что действие секрета тегументальных желез *G. erinaceus* направлено на подавление защитных клеточных реакций хозяина. Однако для подтверждения этой гипотезы нужны дополнительные экспериментальные исследования.

Литература

- Давыдов В. Г., Куперман Б. И. Структура фронтальных желез у представителей трех отрядов цестод. — В кн.: Физиология и паразитология пресноводных животных. (Тр. ИБВВ АН СССР. Л., 1979, вып. 38 (41), с. 177—188).
- Давыдов В. Г. Особенности проникновения некоторых цестод в ткани их хозяев. Биология внутренних вод. (Информ. бюл.). 1981а, № 52, с. 57—61.
- Давыдов В. Г. Сравнительная морфофункциональная характеристика некоторых систем органов цестод отряда Pseudophyllidea. — Автореф. канд. дис. Л., ЛГУ, 1981б. 15 с.
- Краснощекоев Г. П., Плужников Л. Т. Железа хоботка личинок *Taenia crassiceps* (Cestoda; Taeniidae). — Паразитология, 1981, т. 15, вып. 6, с. 519—524.
- Снегиревская Е. С., Комиссарчик Я. Ю. Ультраструктура специализированных межклеточных контактов. — Цитология, 1980, т. 22, № 9, с. 1011—1035.
- Arme S., Threadgold L. T. A unique tegumentary cell type and unicellular glands associated with the scolex of *Eubothrium crassum* (Cestoda; Pseudophyllidea). — Rice Univ. Stud., 1976, vol. 62, N 4, p. 21—34.
- Boyce N. P. A new organ in cestode surface ultrastructure. — Can. J. Zool., 1976, vol. 57, N 4, p. 610—613.
- Farooqi H. U. The occurrence of certain specialised glands in the rostellum of *Taenia solium*. — Z. Parasitenk., 1958, vol. 18, N 2, p. 308—311.
- Fuhrmann O. Dritte Klasse des Cladus Plathelminthes. Cestoidea. — In.: Handbuch der Zoologie, Bd 2, 1931, Berlin—Leipzig, 141 S.
- Haunga E. G. The structure and function of the scolex glands of three caryophyllid tapeworms. — Proc. Helminthol. Soc. Wasch., 1979, vol. 46, N 2, p. 171—179.
- Hulinska D., Fedoseenko V. M. Studies on the structure of the rostellar hooks of *Multiceps endothoracicus* during the ultimate phase of their formation. — Folia Parasitol., 1977, vol. 24, N 4, p. 347—351.
- Kuperman B. I., Davydov V. G. The fine structure of glands in oncospheres, proceroids and plerocercoids of Pseudophyllidea. — Int. J. Parasitol., 1982a, vol. 12, N 2/3, p. 135—144.
- Kuperman B. I., Davydov V. G. The fine structure of frontal glands in adult cestodes. — Int. J. Parasitol., 1982b, vol. 12, N 4, p. 285—393.
- Smyth J. D. Observations on the scolex of *Echinococcus granulosus* with special reference to the occurrence and cytochemistry of secretory cell in the rostellum. — Parasitol., 1964, vol. 54, p. 515—526.
- Smyth J. D. The physiology of cestodes. Edinburgh, 1969. 276 p.
- Thompson R. C. A., Dumsmore J. D., Alison R. H. *Echinococcus granulosus*: secretory activity of the rostellum of the adult cestode in situ on the dog. — Exp. Parasitol., 1976, vol. 48, N 1, p. 144—163.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,
Борок

Поступило 30 III 1983

MORPHOLOGY OF FRONTAL GLANDS
OF GRILLOTIA ERINACEUS (CESTODA, TRYPANORHYNCHA)

V. G. Davydov, N. M. Biserova

S U M M A R Y

Two types of frontal glands differing in their location, structure and specialization level were identified in the scolex of *G. erinaceus*. Unicellular glands of the first type represent a modification of integumentary cells of worms. Their secretion comes directly into cytoplasm of tegument and is excreted in an apocrine way. The second type of glands is connected with the central part of scolex. Specialized secretory ducts open in the parietal plate region and are accompanied by sensory nerve endings.

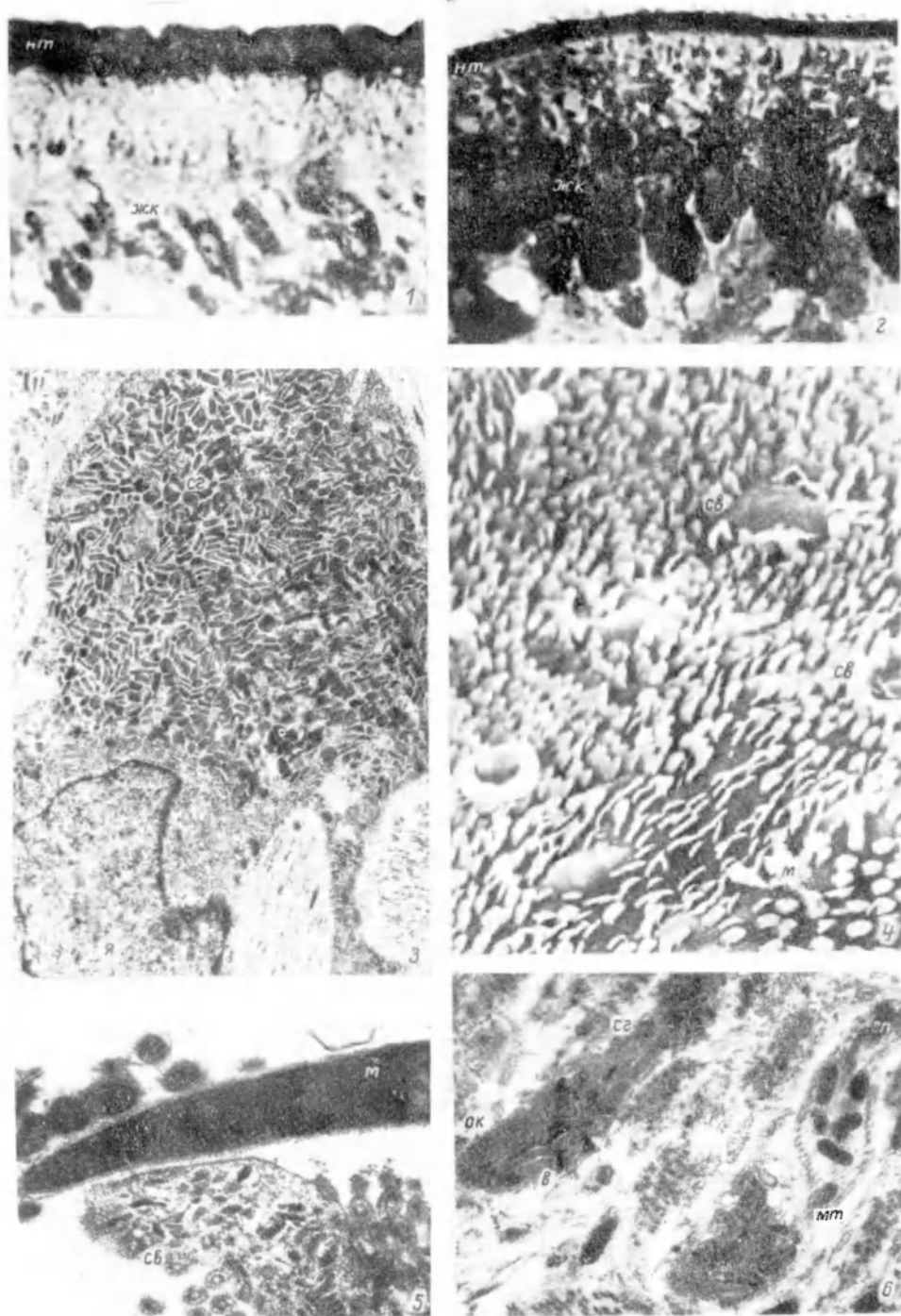


Рис. 3. Тегументальные железы *G. erinaceus*.

1 — железистые клетки в покровах сколекса и ботрий (2), $\times 3\,000$; 3 — железистая клетка заполненная секретом, $\times 16\,250$; 4 — участок поверхности ботрии с секреторными выростами, $\times 1\,300$; 5 — выросты наружной цитоплазмы тегумента с гранулами секрета, $\times 37\,500$; 6 — дистальные отделы протоков желез первого и второго типов, $\times 21\,060$. св — светлые везикулы; жж — железистые клетки; м — микротрихин; мт — микротрубочки; нт — наружная цитоплазма тегумента; ок — отросток тегументальной железистой клетки; св — секреторный вырост цитоплазмы тегумента; сг — секреторные гранулы; сп — специализированный секреторный проток; я — ядро.

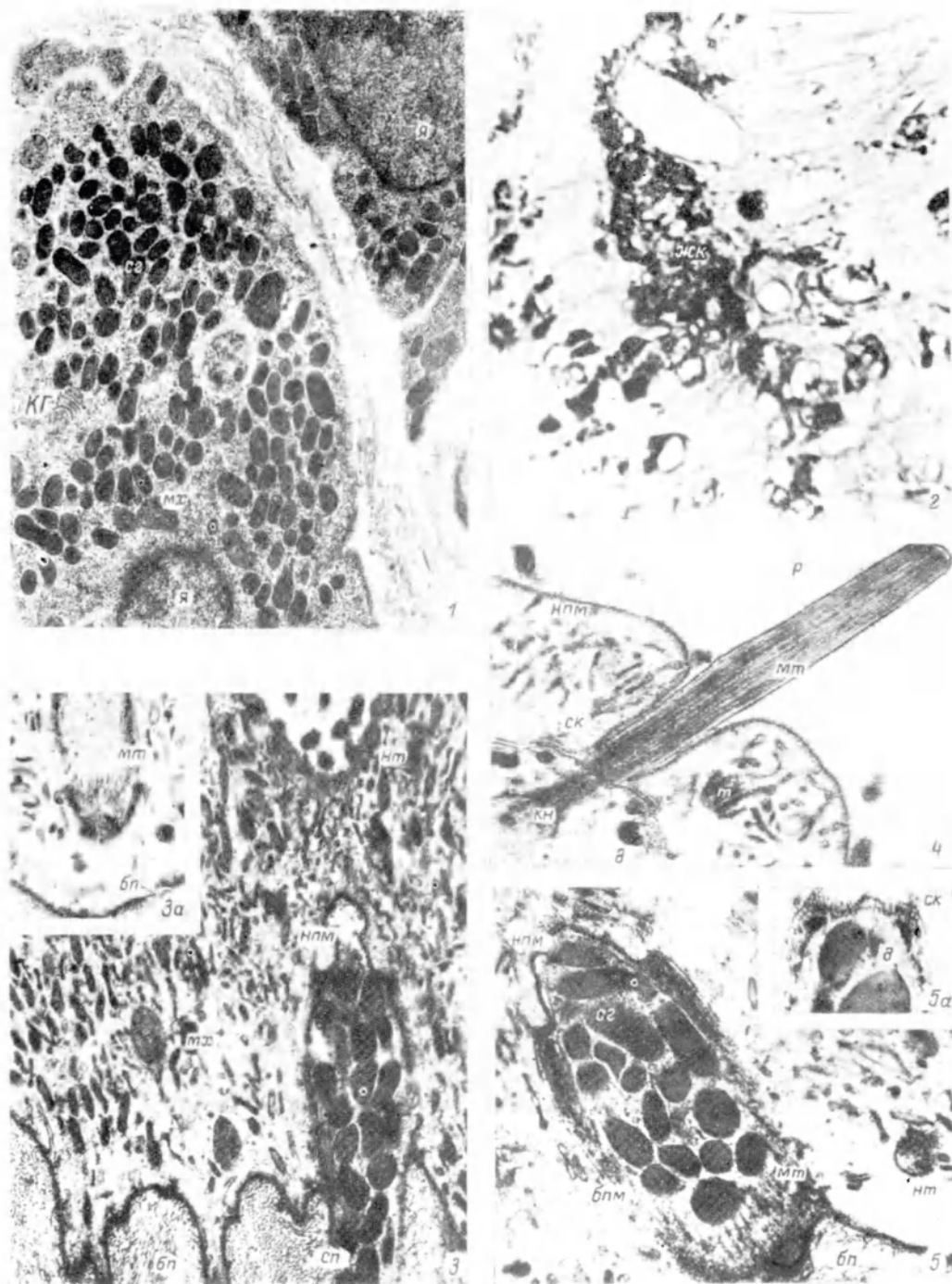


Рис. 4. Строение желез проникновения и чувствительных окончаний в сколексе *G. erinaceus*.

1 — ультраструктура железистых клеток; $\times 16\,600$; 2 — участок железистого комплекса с протоками, $\times 400$; 3 — секреторный проток пронизывающий наружную цитоплазму тегумента, $\times 23\,100$; 3а — участок протока свободный от секрета, $\times 19\,500$; 4 — ультраструктура чувствительной реснички, $\times 35\,000$; 5 — апикальный участок секреторного протока, $\times 21\,125$; 5а — зона специализированных контактов, $\times 44\,000$. бп — базальная пластинка; бпм — базальная плазматическая мембрана; д — десмосома; икк — комплекс Гольджи; кн — кинетосома; мх — митохондрии; нпм — наружная плазматическая мембрана; п — ресничка; ск — септированный контакт, т — тегумент. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.